

УДК 576.895.121 : 576.35

© 1995

**ИЗУЧЕНИЕ ЦИТОДИФФЕРЕНЦИРОВКИ У TRIAENOPHORUS NODULOSUS
(CESTODA: PSEUDOPHYLLIDEA)****Ж. В. Корнева, В. Г. Давыдов**

Авторадиографически и электронно-микроскопически изучены особенности дифференцировки клеток в разных отделах стробилы ленточного червя *Triaenophorus nodulosus*. Определен ряд параметров клеточного цикла, выявлены два морфологических типа эпителиев покровов и половых протоков. Обосновывается предположение о существовании двух субпопуляций полустоловых камбиальных элементов.

Популяции дифференцированных клеток у ряда представителей цестод достаточно хорошо изучены. У плероцеркоидов и в передних отделах стробил половозрелых червей *Diphyllobothrium dendriticum* (Bonsdorff e. a., 1971; Gustafsson, 1976c; 1990), *Echinococcus granulosus* (Gustafsson, 1976a), *Triaenophorus nodulosus* (Gustafsson, 1973), *Hymenolepis diminuta* (Sulgostowska, 1972) были выявлены следующие основные типы клеток; тегументальные, мышечные клетки, клетки выделительной системы, нервные клетки и клетки-сателлиты, известковые тельца и паренхимные клетки, запасющие гликоген. Классификация проводилась по морфологическим и гистохимическим признакам (Sulgostowska, 1972; Gustafsson, 1973, 1976a, 1976c). Позднее для каждой популяции клеток были описаны ультраструктурные особенности (Bonsdorff e. a., 1971; Куперман, 1988; Gustafsson, 1990).

Особый интерес представляет вопрос о камбиальных элементах. Все авторы, исследовавшие клеточный состав плоских червей, описывали мелкие, малодифференцированные клетки, называя их „зародышевыми” (по: Wisniewski, 1930) или „стволовыми” (по: Prenant, 1922). Мы склонны придерживаться термина малодифференцированные, или камбиальные, клетки.

Считается, что камбиальные клетки — единственный источник для всех специализированных элементов. Светооптически камбиальные клетки мелкие, с высокими ядерно-плазменными отношениями и базофильной цитоплазмой. Они составляют 32 % популяции всех клеточных элементов в средней части плероцеркоида *D. dendriticum* (Bonsdorff e. a., 1971; Wikgren, Gustafsson, 1971) и 71 % — у плероцеркоида *T. nodulosus* (Gustafsson, 1973). На ультраструктурном уровне эти клетки характеризуются прежде всего наличием большого количества свободных рибосом и мелких округлых митохондрий. Аппарат Гольджи и шероховатый эндоплазматический ретикулум развиты очень слабо, что свидетельствует о слабой синтетической активности клеток.

Основное количество малодифференцированных клеток приурочено к слою продольно-кольцевой мускулатуры. Отдельные скопления отмечены вблизи основных нервных стволов. Одиночные клетки можно обнаружить по всему пространству кортикальной и медуллярной паренхимы (Bonsdorff e. a., 1971; Gustafsson, 1990).

Использование метода тимидиновой авторадииграфии позволило определить некоторые параметры кинетики обновления популяции малодифференцированных клеток. Исследования проводились на плероцеркоидах и половозрелых особях рода *Diphyllbothrium*. Непосредственно после однократного введения меченого предшественника зерна серебра были локализованы только над ядрами малодифференцированных клеток, причем распределение метки повторяло картину, характерную для размещения камбиальных элементов (Gustafsson, 1976c; Wikgren, Gustafsson, 1971). В покровах и нервных стволах меченые клетки отсутствовали.

У *D. dendriticum*, которого после однократного импульсного мечения культивировали *in vivo* и *in vitro* в течение 2–3 сут, зерна серебра выявлялись над ядрами паренхимных, мышечных клеток (Gustafsson, 1976c); внутри основных нервных стволов (Gustafsson, 1976a) и в покровах (Wikgren, Knuts, 1970).

На плероцеркоидах *D. latum* был определен митотический индекс (МИ), который оказался равным 0.31 ± 0.06 % при культивировании в температурном режиме 37°. Воздействие раствором колхицина позволило подсчитать количество митотически делящихся клеток. МИ в этом эксперименте оказался равным 3.2 % (Wikgren, 1964). У плероцеркоида *D. osmeri* в аналогичных экспериментах МИ после воздействия колхицином при температуре 38° был 6.8 ± 0.5 % (Wikgren, 1966).

Как было установлено, на величину МИ малодифференцированных клеток оказывают влияние многочисленные факторы. Так, например, при культивировании плероцеркоида *D. osmeri* в растворе колхицина при 10° МИ составлял 0.11, а при 20° – 0.37 % (Wikgren, 1966). МИ также зависит от питания хозяина и, по-видимому, от времени суток (Wikgren *et al.*, 1971). У плероцеркоида *D. dendriticum* максимальный МИ 1.7 % в 2 ч ночи, а минимальный 0.6 % – в 14 ч дня. При голодании хозяина МИ оказывался минимальным – 0.2 % (Gustafsson, 1990).

У плероцеркоида *D. dendriticum* подсчитаны параметры клеточного цикла. При температуре 39° продолжительность среднего генерационного времени (Т) составила 19 ч, пресинтетическая (G_1) и постсинтетическая фаза (G_2) оказались равными соответственно 6 и 3 ч, продолжительность фазы синтеза (S) достигала 10 ч, а митоз (M) протекал в течение 10–20 мин (Wikgren, Gustafsson, 1967).

Процессы дифференцировки и размножения клеток у многоклеточных организмов могут вступать в конкурентные, а чаще антагонистические отношения. Одним из способов увеличения количества клеток является создание постоянного запаса малодифференцированных пролиферирующих элементов, который обеспечивает непрерывное вступление новых клеток на путь специфической дифференцировки (Заварзин, 1985).

Для половозрелых ленточных червей зоной активного гистогенеза является шейная область, называемая „зоной роста”. Здесь расположено самое значительное скопление малодифференцированных клеток и наблюдается самая высокая митотическая активность. По мере удаления от сколекса количество малодифференцированных клеток, митотическая активность и плотность расположения клеточных ядер уменьшаются за счет увеличения количества паренхимных клеток, а также за счет развития репродуктивной системы (Gustafsson, 1990; Wikgren *et al.*, 1971).

У *D. dendriticum* показано, что формирование первичных половых зачатков в медуллярной паренхиме шейной области, а впоследствии всей репродуктивной системы происходит путем агрегирования недифференцированных клеток (Gustafsson, 1990; Wikgren *et al.*, 1971). Эти же клетки, по мнению авторов, дают начало всем специализированным элементам. На самых ранних стадиях формирования в компактных половых зачатках все клетки оказываются мечеными ^3H -тимидином. Рост первичных половых зачатков на самой ранней стадии формирования

половой системы идет частично за счет миграции малодифференцированных клеток из окружающей паренхимы, частично в результате митотического деления *in situ* (Wikgren e. a., 1971). Позднее процесс роста половых зачатков усложняется. Зачатки, достигшие среднего размера, в своей центральной части состоят из плотно упакованных дифференцированных клеток, не способных к митозу, тогда как клетки, расположенные по периферии, активно делятся и включают ^3H -тимидин. Значение МИ в половых зачатках и в окружающей паренхиме оказалось практически одинаковым, из чего был сделан вывод, что рост половых зачатков происходит без увеличения митотической активности малодифференцированных клеток (Wikgren e. a., 1971).

Детально формирование половой системы у цестод на светооптическом уровне было рассмотрено на примере представителей Hymenolepididae и Dioecocestidae (Sulgostowska, 1972, 1974, 1980a, 1980b). Однако автор придерживается иной точки зрения на проблему единого камбиального элемента. Так, малодифференцированные клетки половых зачатков она относит к трем различным типам: зародышевые, зародышево-соматические и соматические. Исследования ^3H -тимидином не проводились, а клеточные типы выделялись на основе морфологических особенностей (в том числе по величине ядерно-плазменных отношений) и по размерным признакам.

Целью наших исследований явилось светооптическое и электронно-микроскопическое изучение цитодифференцировки, а также автордиографическое исследование некоторых параметров митотического цикла камбиальных клеток у широко распространенного вида *Triaenophorus nodulosus*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

В качестве объекта исследования были использованы половозрелые *T. nodulosus* из кишечника щук (*Esox lucius*). В автордиографических опытах применялся ^3H -тимидин (удельная активность 185 МБк). Черви инкубировались в растворе Хэнкса, содержащем 200 кБк/мл ^3H -тимидина. При однократном мечении инкубация продолжалась в течение 2 ч при 4°, после чего материал переносился в чистый раствор Хэнкса и последовательно фиксировался через 1 ч, 1 и 2 сут.

В опыте по насыщению клеток меченым предшественником синтеза ДНК повторные 4-часовые инкубации проводились через каждые 6 ч. Общее время опыта составило 55 ч.

Во всех опытах на каждый срок инкубации использовали по 3–4 паразита и после завершения эксперимента фиксировали в жидкости Карнуа. На парафиновые срезы наносилась эмульсия типа М (НИИХИМФОТОПРОЕКТ). Среднее время экспозиции составило 20–25 дней. После проявления амидоловым проявителем автографы окрашивались гемалаун-эозином.

Продолжительность митотического цикла определяли по формуле для экспоненциально растущей популяции (Дондуа, Дондуа, 1964).

С целью электронно-микроскопического изучения фрагменты паразитов фиксировали 2.5 %-ным глутаральдегидом с дофиксацией осмием и обрабатывали по стандартной методике (Гайер, 1974).

Для изучения распределения малодифференцированных клеток в покровах наряду с *T. nodulosus* использовались следующие виды цестод: *Eubothrium rugosum* (от *Lota lota*), *Bothriocephalus acheilognati* (от *Cyprinus carpio*) и *Proteocephalus osculatus* (от *Silurus glanis*). Материал, по 10 экз. каждого вида, фиксировался в жидкости Карнуа и заливался в парафин. Срезы окрашивали на РНК по Курнику.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В опыте с насыщением ^3H -тимидином было изучено распределение митотически делящихся клеток. В сколексе и в передних отделах стробилы, не содержащих половых зачатков, половозрелого *T. nodulosus* диффузно расположенные малодифференцированные клетки не содержат метки, т. е. находятся вне митотического цикла. По мере удаления от сколекса в кортикальной и медуллярной паренхиме паразита появляются скопления малодифференцированных клеток, которые затем формируют зачатки половой системы. На этом уровне стробилы начинают встречаться единичные меченые клетки, локализующиеся среди скоплений немеченных малодифференцированных клеток. Дальнейший гистогенез половой системы паразита сопровождается увеличением количества меченых клеток и концентрацией их в половые зачатки. Наибольшая интенсивность мечения характерна для желточников, семенников и стенки матки. Кроме того, меченые малодифференцированные клетки наблюдались в стенках семяпровода, в яичнике, отдельно лежащими в кортикальной и медуллярной паренхиме, а также среди пучков продольно-кольцевой мускулатуры и в области тегумента. Необходимо подчеркнуть, что в нашем опыте с насыщением ^3H -тимидином в стенке цирруса и влагалища метка отсутствовала.

Количество меченных ^3H -тимидином, т. е. способных к митотическому делению, клеток различается по длине стробилы. В участках с закладывающейся половой системой меченые ядра в области тегумента встречаются регулярно, тогда как в гермафродитных отделах стробилы тегументальный слой содержит лишь единичные клетки, способные делиться. Этот факт подтверждается полученными при помощи гистохимических методик данными по дифференцировке ядросодержащих отделов синцития покровов в разных отделах стробилы (табл. 1).

Таблица 1

Дифференцировка ядросодержащих участков синцития покровов в разных отделах стробилы у некоторых цестод

Table 1. Differentiation of karyocontaining parts of syncytium of tegument in different parts of strobile in some cestodes

Отдел стробилы	Степень дифференцировки цитонов	Вид червей и количество цитонов (на 100 ядер)			
		1	2	3	4
Отсутствие половых зачатков	Малодифференцированные	100	100	100	100
	Дифференцированные	0	0	0	0
Формирование половой системы	Малодифференцированные	73.5 ± 8.1	80.5 ± 6.9	68.7 ± 5.4	70.1 ± 3.2
	Дифференцированные	24.7 ± 6.3	19.5 ± 10.6	31.3 ± 8.2	29.9 ± 4.8
Гермафродитные отделы стробилы	Малодифференцированные	9.3 ± 2.5	2.4 ± 0.2	5.1 ± 0.8	4.8 ± 0.3
	Дифференцированные	90.7 ± 1.2	97.6 ± 3.3	94.9 ± 1.8	95.2 ± 2.9

Примечание. 1 — *E. rugosum*, 2 — *T. nodulosus*, 3 — *B. acheilognati*, 4 — *P. osculatus*.

Таблица 2

Количество зерен серебра, приходящееся на одно ядро малодифференцированных клеток у *T. nodulosus*

Table 2. Amount of silver grains per one karyon of little-differentiated cells in *T. nodulosus*

	1 час	1 сут	2 сут
Семенники	13.36 ± 2.23	8.82 ± 2.54	8.75 ± 3.42
Желточники	15.31 ± 2.36	12.89 ± 2.54	7.06 ± 2.06
Матка	16.68 ± 3.41	13.57 ± 2.86	8.51 ± 3.47
Яичник	14.86 ± 3.15	12.04 ± 3.16	9.04 ± 2.92
Тегументальный слой	12.57 ± 3.78	6.6 ± 1.15	—
Слой продольный мускулатуры	14.55 ± 2.37	15 ± 5.95	8.32 ± 2.63

Примечание. Тире — количество зерен серебра недостоверно отличается от фона.

Многократное введение ^3H -тимидина создает условия, при которых меченый предшественник ДНК находится в среде в течение всего периода инкубации паразитов. Следовательно, в результате вступления в фазу S фракция меченых клеток будет возрастать до тех пор, пока все элементы, способные синтезировать ДНК, не окажутся мечеными. Это позволило вычислить величину пролиферативного пула (N_p). В стенке матки этот показатель составил 44.2 %, а в семенниках и желточниках соответственно 15.5 и 33.7 %.

В опыте по однократному введению ^3H -тимидина через 1 ч, через 24 и 48 ч после инкубации распределение ядер, над которыми видны зерна серебра, практически не отличается от описанного выше для опыта с насыщением. Интенсивно метятся семенники, желточники, стенка матки и яичник. Много меченых клеток свободно лежит в продольно-кольцевом мышечном слое, отдельные меченые клетки встречаются в кортикальной, медуллярной паренхиме и в области покровов. Стенки цирруса и вагины в нашем эксперименте не метились ^3H -тимидином.

Число зерен, приходящихся на одну клетку, с течением времени уменьшается в результате клеточного деления. На разных сроках фиксации материала после импульсного мечения подсчитывалось разбавление метки (табл. 2).

На основании этих данных было вычислено среднее генерационное время (Т), т. е. время, за которое клетка полностью проходит митотический цикл. Для различных отделов половой системы Т составляет: в семенниках 76 ч, в желточниках — 43, в матке — 80.6, в яичнике — 66.9 ч. Для малодифференцированных клеток, локализованных в слое продольной мускулатуры, продолжительность митотического цикла составила 59.5 ч, а в тегументальном слое — 56.9 ч.

При электронно-микроскопическом исследовании были обнаружены два типа малодифференцированных клеток. Первый тип характеризуется высокими ядерно-плазменными отношениями и повышенной электронной плотностью как цитоплазмы, так и ядра. Ядрышки многочисленны (см. рисунок, а; см. вкл.). В цитоплазме присутствуют мелкие округлые и овальные митохондрии, цистерны аппарата Гольджи.

Для второго типа малодифференцированных клеток также характерны высокие ядерно-плазменные отношения. Цитоплазма средней электронной плотности содержит мелкие митохондрии, слабо развитые цистерны аппарата Гольджи и шероховатого эндоплазматического ретикулума. Гетеро- и зухроматин в ядре отчетливо различаются по своей электронной плотности (см. рисунок, б).

В процессе дифференцировки половой системы *T. nodulosus* формируются два типа эпителиев, слагающих ее протоки. Стенка цирруса, семенного пузырька, вагины обладает тегументоподобным строением и представляет собой синцитий с погруженными ядрами, несущий на поверхности микротрихии (см. рисунок, в). Желточные протоки, стенка матки, семяпровод состоят из синцитиального эпителия, несущего ядра в своей толще и покрытого ресничками или ламеллярными структурами (см. рисунок, г).

ОБСУЖДЕНИЕ

Исходя из наших данных, полученных в опытах с ^3H -тимидином, малодифференцированные клетки, формирующие различные участки половой системы, имеют различные характеристики клеточного цикла, которые являются важными показателями пролиферативной активности. Среднее генерационное время (Т) варьировало от 43 ч для зачатков желточников до 80.6 ч — для стенки матки при 20°. По литературным данным, продолжительность митотического цикла при 39° у малодифференцированных клеток плероцеркоидов составила соответственно у дифиллоботриид от 18 до 43 ч (Wikgren, Gustafsson, 1967), а у *H. diminuta* — 8.5 ч при 37° (Bolla, Roberts, 1971), что обусловлено, по-видимому, влиянием температуры на продолжительность митотического цикла и видоспецифичностью паразитов.

Величина пролиферативного пула для семенников и стенки матки, по-видимому, оказалась заниженной. Это связано с тем, что время насыщения меченым предшественником в эксперименте получилось меньше среднего генерационного времени, вычисленного для этих систем. Часть малодифференцированных клеток не успела вступить в фазу синтеза (S) и на наших автографах оказалась немеченой.

Камбиальные клетки в переднем отделе стробилы (до начала формирования половых зачатков), стенке цирруса и вагины в эксперименте по насыщению не метились ^3H -тимидином. В литературе сложилось устоявшееся мнение, что шейка является „зоной роста” паразита (Gustafsson, 1990). Нам представляется, что „зона роста” — скорее „депо” камбиальных клеток, у которых, вероятно, происходит значительное увеличение продолжительности пресинтетического периода (G_1). Эти клетки как бы выключены из цикла и сохраняются в качестве своеобразного пролиферативного резерва. На более продвинутой стадии формирования первичных половых зачатков у этих камбиальных клеток укорачивается фаза G_1 , и в фазе синтеза (S) они начинают поглощать ^3H -тимидин, благодаря чему часть малодифференцированных клеток на этой стадии становится меченой.

Отсутствие метки в стенке цирруса и вагине, вероятно, обусловлено другими причинами. Первоначальная закладка цирруса и вагины осуществляется в центральной паренхиме в едином комплексе с другими частями репродуктивной системы, что было подробно показано на *H. diminuta* (Sulgostowska, 1974). Морфогенез начинается из единого „центрального полового зачатка”, от которого впоследствии отделяется „соматический зачаток”, дающий начало протокам женской и мужской половых систем, в том числе сумке цирруса и вагине (Sulgostowska, 1974). Однако электронно-микроскопическое изучение выявило на внутренней поверхности вагины и сумки цирруса микротрихии — специфическую уникальную структуру, характерную для поверхностного тегументального слоя цестод. Если бы закладка вагины и цирруса осуществлялась впячиванием покровов, присутствие на их внутренней поверхности микротрихий было бы легко объяснимо. Вышеописанная закладка в медуллярной паренхиме из единого полового зачатка позволяет предположить, что возникновение микротрихий на внутренней поверхности

семяприемника, вагины и сумки цирруса, с одной стороны, и микроворсинок в семяпроводе и желточных протоках – с другой, обусловлено организацией камбиальной системы, состоящей из разных типов камбиальных клеток.

Об этом же свидетельствует отсутствие меченых клеток в стенках сумки цирруса и вагины, в то время как остальные участки репродуктивной системы активно поглощают меченый предшественник.

Все вышеописанные факты говорят о том, что мы имеем дело не с однородной популяцией камбиальных клеток, а с рядом субпопуляций, для каждой из которых характерны свои параметры митотического цикла и особенности кинетики. Если клетки, которые мы наблюдаем в „зоне роста”, считать стволовыми, т. е. наименее дифференцированными, мультипотентными клетками, находящимися в затагнувшемся пресинтетическом периоде (G_1), то остальные описанные субпопуляции клеток (например, субпопуляции камбиальных клеток семенников или субпопуляция тегументального слоя) мы склонны относить к полустволовым клеткам. Полустволовые клетки также относятся к камбиальным элементам, но пролиферируют с большей скоростью и имеют ограниченные потенции к репродукции и к различным дифференцировкам.

Темные электронноплотные камбиальные клетки, часто встречающиеся в самых начальных отделах стробилы, но отсутствующие в половозрелых отделах стробилы, мы рассматриваем как стволовые клетки, которые находятся в состоянии покоя в затагнутой пресинтетической фазе (G_1) или вне митотического цикла в фазе G_0 . Малодифференцированные клетки второго типа, как нам представляется, соответствуют полустволовым элементам, активно пролиферирующим и вступившим на путь дифференцировки.¹

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований по проекту N 94-04-11 550а.

Список литературы

- Гайер Г. Электронная гистохимия. М.: Мир, 1974. 488 с.
- Дондуа А. К., Дондуа Г. К. К анализу митотических циклов // Исследование клеточных циклов и метаболизма нуклеиновых кислот при дифференциации клеток. М.; Л.: Наука, 1964. С. 5–36.
- Заварзин А. А. Основы сравнительной гистологии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1985. 400 с.
- Куперман Б. И. Функциональная морфология низших цестод. Л.: Наука, 1988. 167 с.
- Bolla R. I., Roberts L. S. Developmental physiology of cestodes. Cytological characteristics of the germinative region of *Hymenolepis diminuta* // J. Parasitol. 1971. Vol. 57, N 2. P. 267–277.
- Bonsdorff C. H., Forssten I., Gustafsson M., Wikgren B. J. Cellular composition of plerocercoids of *Diphylobothrium dendriticum* (Cestoda) // Acta Zool. Fennica. 1971. N 132. P. 1–25.
- Gustafsson M. K. S. The histology of the neck region of plerocercoids of *Triaenophorus nodulosus* (Cestoda, Pseudophyllidae) // Acta Zool. Fennica. 1973. N 138. P. 1–16.
- Gustafsson M. K. S. Basic cell types in *Echinococcus granulosus* // Acta Zool. Fennica. 1976a. N 146. P. 1–15.
- Gustafsson M. K. S. Observations on the histogenesis of nervous tissue in *Diphylobothrium dendriticum* Nitzsch, 1824 (Cestoda, Pseudophyllidae) // Z. Parasitenk. 1976b. Bd 50. S. 313–321.
- Gustafsson M. K. S. Studies on cytodifferentiation in the neck region of *Diphylobothrium dendriticum* Nitzsch, 1824 (Cestoda, Pseudophyllidae) // Z. Parasitenk. 1976c. Bd 50. S. 323–329.
- Prenant M. Recherches sur le parenchyme des Plathelminthes // Arch. Morph. Gen. Exp. 1922. Vol. 5. P. 1–174.
- Sulgostowska T. The development of organ systems in cestodes. A study of histology of *Hymenolepis diminuta* (Rudolphi, 1819) (Hymenolepididae) // Acta Parasitol. Polonica. 1972. Vol. 20, N 37. P. 449–462.

¹ Авторы выражают глубокую благодарность доценту кафедры цитологии и гистологии Санкт-Петербургского университета А. Д. Харазовой за ценные консультации при написании данной работы.

- Sulgostowska T. The development of organ systems in cestodes. II. Histogenesis of the reproductive system in *Hymenolepis diminuta* (Rudolphi, 1819) (Hymenolepididae) // *Acta Parasitol. Polonica*. 1974. Vol. 22, N 16. P. 179–190.
- Sulgostowska T. The development of organ systems in cestodes. III. Histology of *Diploposthe laevis* (Bloch, 1782) and *D. bifaria* (Siebold in Creplin, 1846) (Hymenolepididae) and histogenesis of their reproductive system // *Acta Parasitol. Polonica*. 1980a. Vol. 26, N 16. P. 143–152.
- Sulgostowska T. The development of organ systems in cestodes. IV. Histology of *Dioecocystus aspera* (Mehlis, 1831) (Dioecocystidae) and the histogenesis of its reproductive system // *Acta Parasitol. Polonica*. 1980b. Vol. 27, N 51. P. 443–450.
- Wikgren B.-J. P. Studies on the mitotic activity in plerocercoids of *Diphylobothrium latum* L. (Cestoda) // *Comment. Biol. Soc. Scient. Fennica*. 1964. Vol. 27, N 2. P. 1–33.
- Wikgren B.-J. P. The effect of temperature on the cell division cycle in diphylobothrid plerocercoids // *Acta Zool. Polonica*. 1966. Vol. 114. P. 27.
- Wikgren B.-J., Gustafsson M. Duration of the cell of germinative cells in plerocercoids of *Diphylobothrium dendriticum* // *Z. Parasitenk.* 1967. Vol. 29. P. 275–281.
- Wikgren B.-J., Knuts I. Growth of subtegumental tissue in cestodes by cell migration // *Acta Acad. Aboen.* 1970. Vol. 30, N 16. P. 1–6.
- Wikgren B.-J., Gustafsson M. Cell proliferation and histogenesis in diphylobothrid tapeworms (Cestoda) // *Acta Acad. Aboensis*. 1971. Vol. 31, N 2. P. 1–9.
- Wikgren B.-J., Gustafsson M. K. S., Knuts I. M. Primary anlage formation in diphylobothrid tapeworms // *Z. Parasitenk.* 1971. Vol. 36. P. 131–139.
- Wisniewski L. Das genus *Archigetes* R. Leuck. Eine studie zur Anatomie, Histogenese, Systematik und Biologie // *Mem. Acad. Polon. S. B.* 1930. Vol. 2. P. 1–160.

ИББВ РАН, Борок, 152742

Поступила 22.07.1994

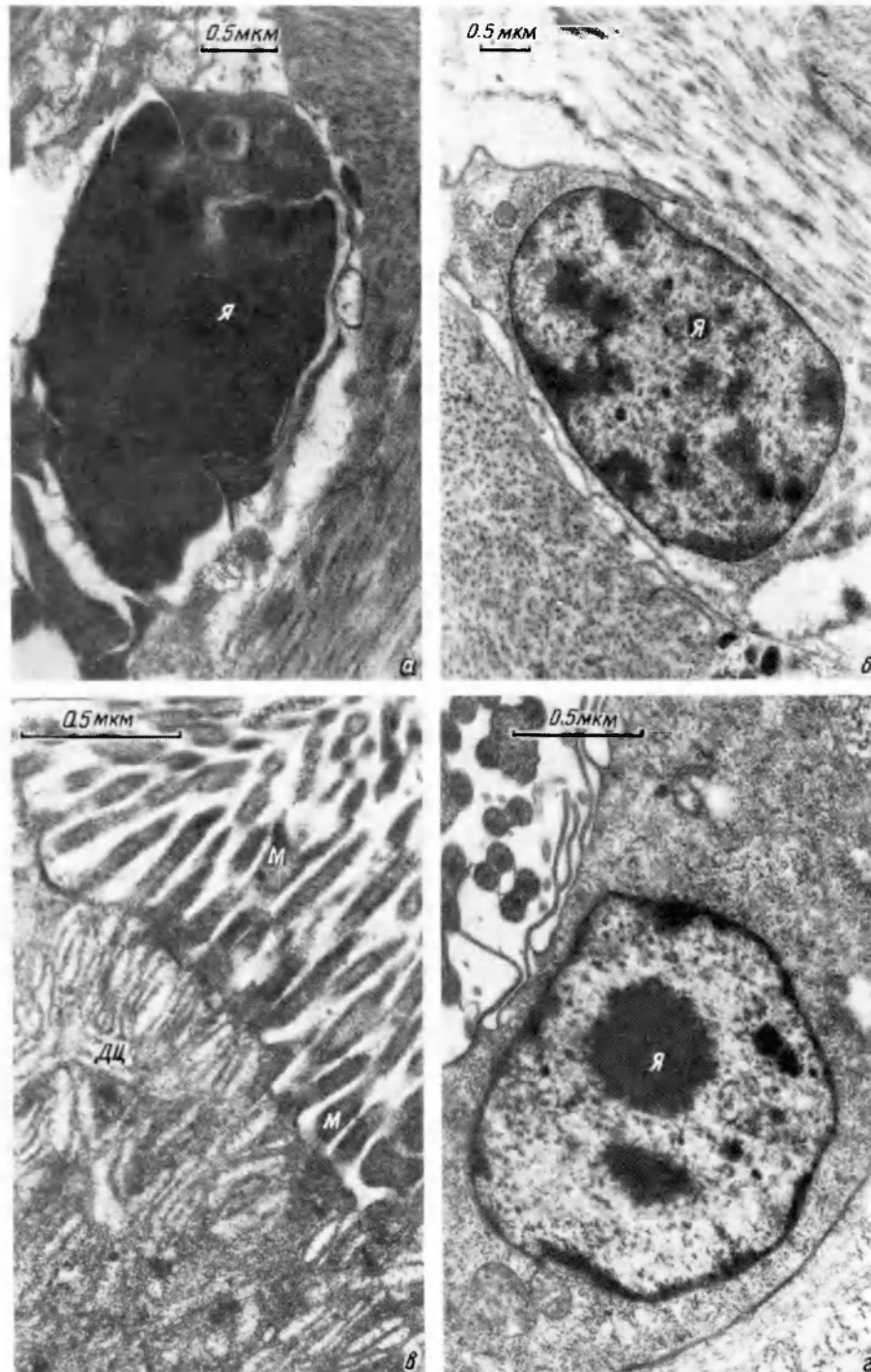
A STUDY OF A CYTODIFFERENTIATION IN *TRIAENOPHORUS NODULOSUS* (CESTODA: PSEUDOPHYLLIDEA)

J. V. Korneva, V. G. Davydov

Key words: *Triaenophorus nodulosus*, cytodifferentiation, autoradiography, ultrastructure.

SUMMARY

Peculiarities of the cell differentiation in different parts of strobile of the cestode *Triaenophorus nodulosus* was studied with an autoradiography and electron microscopy. Some parameters of the cell cycle are determined. Two morphological types of epithelium and genital ducts are recovered. A suggestion about an existence of two subpopulation of the semistem elements is proposed.



Ультраструктура малодифференцированных клеток и эпителия половых протоков половозрелого *Trienophorus nodulosus*.

а — малодифференцированные клетки первого, *б* — второго типов; *в* — дистальная цитоплазма вагины с микротрихиями; *г* — синцитиальный эпителий семяпровода. ДЦ — дистальная цитоплазма; М — микротрихия; Я — ядро.

Ultrastructure of little-differentiated cells in epithelium of genital ducts in adult *Trienophorus nodulosus*.